Организация поселений *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) в градиентах ключевых переменных среды осушной зоны Белого и Баренцева морей

Двустворчатый моллюск Macoma balthica (Linnaeus, 1758) — один из излюбленных модельных объектов в морских гидробиологических исследованиях. В классической биогеографии вид относят к амфибореальным. Вид встречается от Бискайского залива до Карского моря по европейскому побережью Атлантики, и от Лабрадора до штата Джорджия по американскому. В северной части Тихого океана — от Берингова моря до Японского, а по американскому побережью — до Калифорнии.

В настоящее время вид Macoma balthica по результатам аллозимного анализа предлагают разделять на два подвида: M. b. balthica, обитающий в северной части Тихоокеанского региона, и M. b. rubra из Северо-Восточной Атлантики. Однако в морях, связанных с Атлантикой, существуют очаги распространения тихоокеанской формы. Так, в Балтийском и Баренцевом море Атлантическая и Тихоокеанская формы сосуществуют и образуют гибриды (V¨ain¨ol¨a, 2003). В Белом море встречается в основном M. b. balthica, и лишь в устье Онеги было обнаружено два экземпляра M. b. rubra (Nikula, Strelkov, V¨ain¨ol¨a, 2007). К настоящему моменту нет прямых данных о влиянии этих генетических особенностей на экологические характеристики особей, поэтому в данной работе рассматривается вид Macoma balthica sensu lato.

Macoma balthica — хорошо изученный вид в центральной части ареала (см. например: S. Segerstr˚ale, 1960; R. E. Lavoie, 1970; M. Gilbert, 1978; Vincent, Joly, Brassard, 1989; J. Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; J. Hiddink, ter Hofstede, W. Wolff, 2002; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009). Из арктических морей в настоящий момент поселения маком относительно хорошо изучены лишь в Белом море.

В Белом море макомы относятся к наиболее многочисленным обитателям илисто-песчаных пляжей. Эти моллюски являются одним из основных пищевых объектов для многих видов рыб и птиц Белого моря (Азаров, 1963; Перцов, 1963; Н. Гольцев, Полозов, А. В. Полоскин, 1997; Бианки, Бойко, В. Хайтов, 2003). Поэтому на территории Кандалакшского государственного природного заповедника Macoma balthica входит в список отслеживаемых видов кормовых беспозвоночных (Назарова, 2003).

Также массовость и доступность для изучения позволяет использовать данный вид как удобную модель при анализе закономерностей развития поселений двустворчатых моллюсков. Именно поэтому локальные скопления маком Белого моря широко используются как объекты мониторинговых исследований, которые проводились и проводятся на всех крупных биологических стационарах на Белом море. В результате к настоящему моменту получены многолетние ряды данных, характеризующих популяционные показатели маком на Белом море. При этом была отмечена существенность различий в организации локальных поселений маком (Семенова, 1974; Н. В. Максимо- вич, Кунина, 1982; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; А. В. Полоскин, 1996; Николаева, 1998; Назарова, 2003; Назарова, А. В. Полоскин, 2005).

Информации о поселениях маком в Баренцевом море значительно меньше. Детальные гидробиологические исследования сообществ мягких грунтов, в том числе поселений Macoma balthica, на Мурмане относятся к 1970-м годам, однако основным полигоном для исследований стала лишь одна станция на литорали Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой (Агарова [и др.], 1976). В 2002 году на Дальнем пляже была повторена количественная съемка бентоса и начат мониторинг сообществ (Генельт- Яновский, Назарова, 2008).

Таким образом, к настоящему моменту данные по Баренцеву морю фрагментарны, а количественные представления о поселениях маком на Мурмане не сформированы. По Белому морю информации значительно больше, но она относится к описанию отдельных локальных поселений, которые на первый взгляд весьма разнородны. Кроме того, до сих пор совершенно не изучен вопрос о факторах, влияющих на динамику поселений Macoma balthica в арктических морях. Данный вопрос подробно разобран для Ваттового моря (J. Hiddink, Marijnissen, [et al.], 2002; J. Hiddink, ter Hofstede, W. Wolff, 2002; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009), однако прямой перенос полученных результатов представляется невозможным из-за климатических различий между регионами.

Цели и задачи.

Целью данной работы является изучение гетерогенности поселений Macoma balthica в условиях арктических морей.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи.

1. Изучение размерной структуры в различных местообитаниях для описания эффектов внутрипопуляционной гетерогенности маком;

2. изучение многолетней динамики поселений маком;

3. изучение биотического и абиотического фона в поселениях;

4. изучение показателей линейного роста маком для шкалирования изученных поселений по степени оптимальности условий обитания;

5. изучение численности спата для изучения механизмов, определяющих пополнение локальных поселений.

СЛАЙД «Положения выносимые на защиту»

1. Macoma balthica на литорали Белого и Баренцева моря образуют разные по структуре поселения. На литорали Кандалакшского залива Белого моря и в Баренцевом море (Западный Мурман и Кольский залив) вид формирует плотные поселения, в которых численность особей значительно варьирует во времени и может достигать нескольких тысяч экз./м2, но наиболее типичны поселения маком с плотностью в несколько сотен экз./м2. При этом среднее обилие M. balthica в Кандалакшском заливе Белого моря и в Кольском заливе Баренцева моря наибольшее в пределах европейской части ареала вида. На литорали Восточного Мурмана Баренцева моря M. balthica не формирует плотных поселений, и ее численность редко превышает 100 экз./м2.
2. Характер динамики численности Macoma balthica в Белом и Баренцевом морях определяется варьированием численности однолетних особей в поселениях, которое зависит от нерегулярности пополнения поселений молодью, обусловленной в первую очередь различным уровнем выживаемости на первом году жизни. Беломорские поселения демонстрируют элементы синхронности процессов пополнения, что связано с влиянием температуры на выживаемость маком в первый год жизни (численность однолетних особей после холодных зим с устойчивым ледоставом оказывается относительно выше) и спецификой условий в локальном местообитании.

***СЛАЙД «Положения выносимые на защиту***»

1. Динамика размерной структуры поселений Macoma balthica в Белом и Баренцевом морях представлена двумя типами. Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального характера распределения особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом 10 – 17 мм). В Баренцевом море часто новое пополнение происходит до ухода старшей генерации и наблюдается три модальных группы. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с ежегодным повторением мономодальной размерной структуры.
2. Особи Macoma balthica в Белом и Баренцевом морях отличаются наименьшей ско- ростью роста в пределах европейской части ареала вида. При этом внутригрупповая вариация роста особей M. balthica в поселениях Белого и Баренцева моря практически полностью перекрывается.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для работы был собран в Кандалакшском заливе Белого моря и на Мурманском побережье Баренцева моря.

СЛАЙД «Белое море»

В вершине Кандалакшского залива наблюдения проводили на шести мониторинговых участках в рамках работы экспедиций Группы исследований прибрежных сообществ Лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии) СПбГДТЮ. Были исследованы три поселения в районе Лувеньгских шхер (1992 − 2012 — эстуарий реки Лувеньги и Илистая губа острова Горелого, 1992 − 2002 — участок материковой литорали в 800 метрах западнее поселка Лувеньга) и три поселения на островах Северного архипелага: в Западной Ряшковой Салме (1994 − 2012) и Южной губе (2001 − 2012) о. Ряшков и на о. Большой Ломнишный (2007 − 2012); Данные по последним двум участкам предоставлены Д. А. Аристовым. Автор принимала участие в полевых сборах с 1999 года. В районе губы Чупа исследования проводили на четырех участках в ходе экспедиции кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ: в Сухой Салме и бухте Клющиха острова Кереть, на материковой литорали пролива Подпахта и в бухте Лисьей (2006).

СЛАЙД «Баренцево море»

Материал в акватории Баренцева моря был собран в ходе студенческих Баренцевоморских экспедиций СПбГУ в 2007 − 2008 годах. Всего было исследовано 12 участков. На Восточном Мурмане исследованные участки литорали были расположены в губах Гавриловская, Ярнышная, Дальне-Зеленецкая, Шельпинская, Порчниха и Ивановская. В Кольском заливе исследования проводили в районе Абрам-мыса и в Палa- губе (в районе города Полярный). Также в работе использованы данные К. В. Шунькиной и Е. А. Генельт-Яновского (2005) по обилию маком в губе Печенга и Ура-губе (Западный Мурман) и в районе Северного Нагорного и Ретинского (Кольский залив).

***СЛАЙД «Полевые сборы»***

Пробы отбирали с помощью литоральных рамок площадью 1/30 или 1/10 квадратного метра или зубчатого водолазного дночерпателя площадью захвата 1/20 кв.метра.

Однократный пробоотбор в разных акваториях варьировал от 3 до 36 проб на участок.

Пробы промывали на сите с диаметром ячеи 0,5 или 1 мм.

В пробах подсчитывали всех особей маком, измеряли длину раковины и метки зимних остановок роста и взвешивали.

СЛАЙД «Методы: Структурные характеристики»

Для описания структуры поселений использовали все доступные сборы. Особей подсчитывали, измеряли длину и взвешивали. В некоторых случаях биомассу определяли расчетным методом по данным о размерной структуре. Таким образом, исследованные поселения были охарактеризованы по средней численности, средней биомассе и типу размерной структуры. Множественное сравнение средних (медиан) проводили с помощью непараметрического критерия Краскелла-Уоллеса. В качестве сравнительного материала были использованы данные о средней численности и средней биомассе маком в 52 поселениях Европейской части ареала.

СЛАЙД «Методы: Динамика поселений»

На шести мониторинговых участках в Белом проводили наблюдения за динамикой обилия. Время наблюдения составило на разных участках от 7 до 20 лет. Для сравнения использовали мониторинговые наблюдения в акватории губы Чупа, проводимые сотрудниками кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ и ББС «Картеш» ЗИН РАН. Расстояние между поселениями варьировало от 1 до 100 км. Для сравнения характера динамики в различных поселениях использовали корреляции Мантеля. Моделирование динамики численности в зависимости от температурных условий проводили с помощью линейных моделей.

СЛАЙД «Методы: Линейный рост»

Линейный рост маком исследовали в 7 поселениях в Баренцевом море. Реконструкцию кривых роста проводили по измерениям меток зимних остановок роста на раковине. Кривые роста аппроксимировали с помощью линейной модификации уравнения Берталанфи. Сравнение кривых роста проводили по авторской методике Н.В. Максимовича с использованием оригинального макроса для MS Excel, выполненного Т.С. Ивановой. В качестве сравнительного материала использовали данные о росте маком в 25 поселениях в европейской части ареала. Широтные изменения исследовали с использованием параметра omega = Lmax × k, который считается более адекватным для задач сравнения ростовых характеристик, чем сравнение параметров уравнения напрямую (Appeldoorn, 1983; J. Beukema, B. Meehan, 1985).

ОБИЛИЕ

СЛАЙД «Обилие маком в Белом море»

Средняя численность особей M. balthica в Белом море варьировала от 10 экз./м2 (о. Горелый) до 8500 экз./м2 (Западная Ряшкова салма). При этом средняя многолетняя численность варьировала от 400 до 1600 экз./кв.м.

Для Белого моря максимальные численности по нашим данным сравнимы с приводимыми в работе А.Д. Наумова (Наумов, 2006) максимальными значениями для Белого моря (4581 экз./м2 в Оленьей салме в куту Кандалакшского залива). Размах варьирования численности маком по данным других мониторинговых программ в Кандалакшском заливе Белого моря аналогичен нашим наблюдениям — от нескольких десятков особей до 1 − 3 тысяч особей на квадратный метр (Семенова, 1974; Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Varfolomeeva, Naumov, 2013).

Средняя биомасса варьировала от 1,1 г/м2 (б. Клющиха, 2006 год) до 177,9 г/м2 (о. Горелый, 2004 год).

СЛАЙД «Обилие маком в Баренцевом море»

В Баренцевом море минимальная средняя численность составляла 30 экз./м2 (г. Дальне-Зеленецкая), что сравнимо с показателями для Белого моря. Максимальная средняя численность была значительно меньше, чем беломорская — 3350 экз./м2 (Абрам-мыс

По нашим данным, на литорали Кольского залива численность M. balthica составляла около 1000 экз./м2, что хорошо соотносится с результатами, полученными ранее для других областей данной акватории. Л. Басова, обладая данными по большему количеству участков в Кольском заливе, приводит средние показатели плотности поселения маком 802+273 экз./м2 при максимальной численности 2900 экз./м2 (Басова, 2004).

Численность в сублиторали Восточного Мурмана (Ивановская губа) была выше, чем численность моллюсков на литорали. В верхней сублиторали Печерского моря (восточная часть Баренцева моря, Denisenko [et al.], 2003) численность маком была в два раза ниже, чем отмеченная нами, однако также была значительно выше обилия данного вида на литорали Восточного Мурмана. Более высокие численности маком в верхней сублиторали относительно литорали отмечены для некоторых участков в Белом море (Семенова, 1974), хотя чаще отмечается обратный эффект (Семенова, 1974; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991).

Для Мурманского побережья Баренцева моря показаны различия между отдельными районами: Западным, Восточным Мурманом и Кольским заливом (Гурьянова, Ушаков, 1929; Гурьянова, Закс, Ушаков, 1930). Это подтверждается нашими данными по размаху варьирования среднего обилия в пределах районов (Kruskal-Wallis chi2 = 17,6, p = 0,00015).

На Восточном Мурмане численность M. balthica в основном не превышала 100 экз./м2, лишь на одном участке достигая 500 экз./м2 (Ярнышная). И. Я. Агарова с соавтораи (Агарова [и др.], 1976) даёт оценку численности M. balthica крупнее 5 мм для разных сообществ Дальнего пляжа губы Дальне-Зеленецкой в 1973 году от 12 до 42 экз./м2. Плотность поселения Macoma balthica на Дальнем пляже в 1973 году была сравнима с таковой в 2002 − 2006 годах.

Средняя биомасса маком в Баренцевом море варьировала от 13,0 г/м2 (Гаврилово) до 216,5 г/м2 (Абрам-мыс).

СЛАЙД «Обилие маком в Европейской части ареала»

Численность M. balthica на Западном Мурмане и в Кольском заливе была сравнима с численностями моллюсков в Белом море, Балтийском море и северной части Норвежского моря (Семенова, 1974; Aschan, 1988; Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Bonsdorff, Norkko, Bostr¨om, 1995; Bostr¨om, Bonsdorff, 2000; Oug, 2001; Laine [et al.], 2003; В. М. Хайтов [и др.], 2007; Varfolomeeva, Naumov, 2013).

Численности маком, сходные по величине с отмеченными на Восточном Мурмане, характерны для Норвежского и Северного морей (включая Ваттово море) (Brady, 1943; Sneli, 1968; Str¨omgren, Lande, Engen, 1973; J. J. Beukema, 1976; K. T. Jensen, J. N. Jensen, 1985; J. W. Jensen, Nøst, Stokland, 1985; Madsen, K. Jensen, 1987; J. J. Beukema, 1979; Zwarts, Wanink, 1993; Reise, Herre, Sturm, 1994).

Максимальная средняя численность маком на м2 монотонно увеличивается с широтой. Таким образом, распределение обилия вида M. balthica в европейской части ареала может быть описано как увеличивающееся к северу («ramped north») (Sagarin, Gaines, 2002).

Максимальная биомасса M. balthica была отмечена в поселениях центральной части ареала — в Северном и Балтийском морях. На южном краю ареала биомасса ожидаемо снижается, в то время как в северной части ареала биомасса сравнима со средними значениями в центральной части ареала, хотя и не достигает максимальных. Таким образом, распределение поселений с различной биомассой в целом соответствует гипотезе об обилии в центре.

**Динамика плотности поселений маком в Белом море**

СЛАЙД «Динамика численности маком в вершине Кандалакшского залива»

На протяжении 20 лет во всех исследованных Беломорских поселениях M. balthica были отмечены колебания численности с амплитудой, достигающей двух порядков (от сотен до десяти тысяч особей). При менее длительных наблюдениях динамика обилия маком в поселениии могла быть относительно стабильной (пример – Ломнишный). Локальные повышения численности особей M. balthica были отмечены в 1999 − 2000, 2004 − 2005 и 2008 годах.

Однако только увеличение численности моллюсков в 1999 − 2000 привело к формированию стабильных поселений маком с высокой плотностью, в остальных случаях локальное повышение численности нивелировалось за следующий год.

СЛАЙД «Синхронность динамики плотности поселений маком в Кандалакшском заливе Белого моря»

Для оценки пространственных масштабов синхронности поселений было проведено сравнение характера динамики численности маком в поселениях в вершине Кандалакшского залива (авторские данные) и в губе Чупа (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013; Varfolomeeva, Naumov, 2013) методом корреляционного анализа Мантеля. Синхронность динамики обилия демонстрировали большинство поселений, однако не было показано связь степени синхронности динамики с расстоянием между поселениями.

Расстояние между поселениями варьировало от 1 до 100 км. Таким образом, можно предположить, что динамика обилия маком подвержена влиянию глобальных абиотических факторов, первым из которых может быть температурный режим акватории.

СЛАЙД «Моделирование влияния температуры на численность маком в Кандалакшском заливе Белого моря»

Для проверки влияния температуры на динамику обилия M. balthica было проведено моделирование с использованием линейных моделей. Полная модель включала в себя независимую переменную логарифм средней численности маком в данный год (log(Nt1)) и факторы: логарифм численности маком в предыдущий год (log(Nt)), среднелетнюю температуру в предыдущий год (Tst) как отражение условий созревания гонад и формирования спата и среднезимнюю температуру в текущий год (Twt1) как отражение критических условий первой зимы для сеголетков.

В дальнейшем модель была редуцирована (полная и минимальная модели, ANOVA: F = 0,43; p = 0,79) и в минимальную модель в качестве факторов входили log(Nt) и Twt1:

ln(Nt1) = 1,96 + 0,60 × ln(Nt) − 0,09 × Twt1 (F = 37,04; p < 0,0001. R^2 = 0,6)

Построенная модель удовлетворяла всем условиям применимости линейных моделей.

Полученные данные о влиянии зимней температуры противоречат нашей исходной гипотезе о том, что холодные зимы в Белом море критичны для маком. Результаты моделирования позволяют говорить о том, что обилие маком увеличивается после более холодных зим и уменьшается после относительно теплых. Данный результат хорошо согласуется с результатами полученными Бьёкема с соавторами (J. Beukema, Honkoop, Dekker, 1998; J. Beukema, Dekker, J. Jansen, 2009) для Ваттового моря, где основной механизм влияния температуры был через регулирование численности беспозвоночных хищников. Однако считается, что роль хищников снижается в более полярных сообществах (Pianka, 1966; Freestone [et al.], 2011). По-видимому, в Белом море уменьшение обилия маком после теплых зим связано с тем, что при более теплых зимах ледостав менее стабилен, и литораль во время отлива оказывается напрямую подвержена воздействию отрицательных температур воздуха, в то время как в холодные зимы стабильный ледовый покров создает изолирующий слой, и колебания температуры подо льдом оказываются значительно ниже (Кузнецов, 1960).

Размерная структура

СЛАЙД «Характерные для поселений маком размерно-частотные распределения»

В исследованных нами поселениях размерная структура M. balthica значительно варьирует по форме распределения. Однако при достаточно высокой численности моллюсков мы наблюдаем две наиболее характерные ситуации: мономодальное распределение особей и бимодальное распределение, причем бимодальное встречается несколько чаще. Полимодальное распределение в Белом море встречается несколько реже, а в Баренцевом составляет практически треть от представленных.

Мономодальное распределение особей по размерам наблюдается либо при доминировании мелких особей длиной 3 − 5 мм, либо при доминировании крупных — 12 − 18 мм. При бимодальном распределении обычно первую моду формировали мелкие макомы длиной 2 − 5 мм, а вторую — моллюски длиной более 10 мм.

СЛАЙД «Динамика размерной структуры поселений: тип 1»

Рассматривая динамику размерной структуры, можно говорить о двух ситуациях, которые мы наблюдали в исследованных поселениях.

Наиболее распространена ситуация, в которой наблюдается смена типа структуры со временем: чередование мономодального и бимодального распределения. Сначала в поселении наблюдается мономодальная структура с преобладанием относительно молодых особей, и со временем мы можем наблюдать смещение модального класса по оси размеров. Через несколько лет происходит следующее успешное пополнение поселения молодью и формируется бимодальное распределение. Со временем происходит элиминация старших особей и, в зависимости от периода через который происходит следующее успешное пополнение поселения молодью, мы либо продолжаем наблюдать бимодальное распределение, либо оно вновь становится мономодальным. Такой тип динамики отмечен нами для всех поселений в районе Лувеньгских шхер, Западной Ряшковой салмы и для Дальнего пляжа губы Дальнезеленецкая. Подобная картина была ранее описана для Сухой салмы в губе Чупа Белого моря (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991). В Балтийском море описан аналогичный тип динамики (S. G. Segerstr˚ale,1969).

СЛАЙД «Динамика размерной структуры поселений: тип 2»

Другой вариант динамики размерной структуры, по-видимому, менее распространен. Он выглядит как ежегодное повторение мономодальной размерной структуры в течение нескольких лет. Такой вариант был описан для поселений M. balthica в Южной губе о. Ряшкова и на о. Ломнишном. Интересно отметить, что оба поселения находились под влиянием хищной улитки Amauropsis islandica (Аристов, Гранович, 2011). Однако для того чтобы аргументированно говорить о влиянии хищников, необходимы отдельные исследования. Сходный тип динамики был описан для бухты Клющиха в губе Чупа Белого моря (Н. В. Максимович, А. Герасимова, Кунина, 1991; Gerasimova, Maximovich, 2013). Все участки, на которых описан подобный тип развития поселения, сходны по топическим условиям — песчаный пляж с минимальным заилением. Это подтверждает предположение, высказанное ранее (Gerasimova, Maximovich,

2013), что возможность формирования такого типа динамики может быть связана с расхождением по типу питания у молодых и взрослых маком (О. В. Герасимова, 1988; Olafsson, 1989.

ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ

СЛАЙД «Линейный рост маком в Баренцевом море»

На литорали Баренцева моря особи M. balthica гетерогенны по скорости роста. По итогам классификации было выделено три группы маком, отличающиеся по характеру роста. Первая группа — особи с наименьшей скоростью роста достигали длины с среднем 16,4 мм за 14 лет. Макомы с промежуточной скоростью роста вырастали за 13 лет до 19,3 мм. Особи с максимальной скоростью роста за 9 лет достигали длины 18 мм.

СЛАЙД «Изменения среднего годового прироста особей..»

При сравнении кривых роста не было отмечено сходства по скорости роста особей из одного поселения или с одного уровня осушки. Однако анализ величин среднего годового прироста в различных размерных группах маком показал, что в более восточных поселениях данный показатель достоверно выше, чем в более западных.

Также было показано, что в среднем горизонте литорали средний годовой прирост особей M. balthica оказывается выше, чем в верхнем и нижнем.

Данные закономерности были выражены в разной степени у особей, отличающихся по длине раковины. Во всех случаях наибольший средний годовой прирост наблюдали у особей с длиной раковины 6 − 9 мм.

СЛАЙД «Линейный рост маком в европейской части ареала»

Для учета варьирования реальных ростовых характеристик мы сравнили имеющиеся в литературе данные и полученные нами. Всего было использовано 33 описания с 23 географических точек на Европейском побережье Северной Атлантики. Мы использовали данные о первых 6 годах роста особей, для унификации длины сравниваемых рядов. Было выделено 6 групп моллюсков, различающихся по ростовым характеристикам. Максимальная скорость роста была отмечена для группы 6 — поселение в Северном море (Vogel, 1959). Группа 4, в которую вошло большинство изученных нами поселений в Баренцевом море, характеризуется минимальной скоростью роста. Также в эту группу вошла часть Беломорских поселений (Семенова, 1970) и одно поселение в Балтийском море (Bergh, 1974). Часть исследованных поселений в Баренцевом море отличалась более высокой скоростью роста, и попала в группы 3 («Беломорский» кластер) и 1 (Беломорские, Балтийские и Баренцевоморские поселения).

Интересно отметить, что более южные поселения (входщие в состав групп 2 и

5 — «Балтийский» кластер), в Бискайском заливе (Bachelet, 1980), характеризуются более низкой скоростью роста, чем в центральной части ареала. Данный результат хорошо согласуется с «гипотезой об обилии в центре» («abindant-centre hypothesis», Sagarin, Gaines, Gaylord, 2006) и ранее проведенными исследованиями (J. Beukema, B. Meehan, 1985; Hummel, Bogaards, Bek, Polishchuk, Sokolov, [et al.], 1998).

СЛАЙД «Широтные изменения скорости роста маком в европейской части ареала»

Анализ широтных изменений параметра omega подтвердил гипотезу о снижении скорости роста в северных частях ареала маком (корреляция Спирмена: rs = −0,60, p < 0,0001). Однако, в Балтийском море присутствуют поселения со скоростью роста, сравнимыми с характеристиками для арктических морей — Белого и Баренцева. По- видимому, это связано с влиянием низкой солености на скорость роста (S. Segerstr˚ale, 1960; Kube, Peters, Powilleit, 1996).

ВЫВОДЫ

1. Для Белого моря типичны поселения Macoma balthica с численностью в сотни экз./м2 (при варьировании от единичных особей до более 8 тыс. экз./м2). Варьирование обилия связано в первую очередь с численностью годовалых особей.

2. Для литорали восточной части Мурманского побережья Баренцева моря типичны поселения Macoma balthica с численностью менее 100 экз./м2, и эти поселения не достигают плотностей, которые показаны для поселений на литорали Западного Мурмана и в Кольском заливе.

3. Среднее обилие Macoma balthica в поселениях Белого моря и Кольского залива Баренцева моря выше, чем в других частях ареала, а биомасса сравнима со значениями в центральной части ареала.

4. Макомы в Баренцевом море гетерогенны по скорости роста: Максимальный годовой прирост отмечен у особей среднего размера (возраста) — 6 − 9 мм в среднем горизонте литорали. В пределах Восточного Мурмана средний годовой прирост особей Macoma balthica увеличивается в более восточных районах по сравнению с западными.

5. В пределах европейской части ареала особи Macoma balthica из поселений в Белом и Баренцевом морях характеризуются минимальными скоростями роста. При этом нет принципиальных различий в скорости роста беломорских и баренцевоморских маком.

6. Численность спата Macoma balthica в Белом море может варьировать на порядок в пределах незначительной акватории (от тысяч до десятков тысяч экз./м2).

7. Динамика численности однолетних особей Macoma balthica позволяет говорить о не ежегодном успехе пополнения их поселений в Белом море.

8. Динамика численности Macoma balthica в Кандалакшском заливе Белого моря демонстрирует элементы синхронности в поселениях, расположенных на расстоянии от 1 до 100 км. Кроме того, показано что численность маком оказывается выше в годы с холодными зимами.

9. Динамика размерной структуры поселений Macoma balthica в Белом и Баренцевом морях представлена двумя типами.

Более распространенный вариант: чередование бимодального и мономодального распределения особей по размерам. При этом первый пик формируют молодые особи (обычно длиной до 5 мм), а в случае бимодальной добавляется второй модальный класс из взрослых особей (в Белом море длиной 9 – 12 мм, в Баренцевом 10 – 17 мм). В Баренцевом море часто новое пополнение происходит до ухода старшей генерации и наблюдается три модальных группы. В некоторых условиях формируется более редкий тип динамики с ежегодным повторением мономодальной размерной структуры.

Благодарности.

Я благодарна администрации Кандалакшского заповедника и лично А. С. Корякину за поддержку наших экспедиций на Белом и Баренцевом морях. и администра- ции СПбГУ, биологического факультета и кафедры ихтиологии и гидробиологии за возможность работы на Морской биологической станции СПбГУ.

На Баренцевом море мы работали вместе с сотрудниками Мурманского морского биологи- ческого института, Мурманского государственного технического университета и Полярного научно- исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии: М. В. Макаровым, С. В. Ма- лавендой, С. С. Малавендой, О. С. Тюкиной, И. П. Прокопчук, которые оказывали нам всяческую под- держку.

Эта работа не могла бы состоятся без моих коллег по экспедициям: Беломорской экспедиции ГИПС ЛЭМБ, студенческой Баренцевоморской экспедиции СПбГУ, Беломорской экспедиции кафедры ихтиоло- ги и гидробиологии СПбГУ. Отдельное спасибо руководителям экспедиций: А. В. Полоскину, И. А. Коршу- новой, Д. А. Аристову, Е. А. Генельт-Яновскому, М.В. Иванову за возможность работы в экспедиционных командах и помощь в сборе материала.

Я благодарю А. В. Полоскина, Д. А. Аристова, Е. А. Генельт-Яновского, К. В. Шунькину, А. В. Ге- расимову, А. Д. Наумова за предоставленные материалы.

Постоянные обсуждения с Ю. Ю. Тамберг и В. М. Хайтовым значительно улучшили мои навыки в статистической обработке материала и помогли мне в работе. На этапе обработки данных неоценимую помощь идеями и разъяснениями мне оказали В. М. Хайтов, Д. А. Аристов и Е. А. Генельт-Яновский.

Я благодарна П. П. Стрелкову за активизацию процесса подготовки диссертации и конструктивные замечания.

Кроме того, я чрезвычайно признательна руководителям Лаборатории экологии морского бентоса И. А. Коршуновой, А. В. Полоскина, Е. А. Нинбурга и В. М. Хайтова, которые 13 лет назад убедили меня, что морская биология очень интересна, и вложили много сил в мое обучение и воспитание.

И благодарна своему научному руководителю Н. В. Максимовичу за конструктивную помощь на всех этапах работы, жесткие споры и долгие беседы, ехидные комментарии и неизменно доброе отношение.

Данная работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов Санкт-Петербургского государственного университета (1. 0. 134. 2010, 1. 42. 527. 2011, 1. 42. 282. 2012, 1. 38. 253. 2014) и Российского фонда фундаментальных исследований (12-04-01507, 13-04-10131 К).